Труды Зоологического института РАН
Том 313, № 3, 2009, с. 273–282

УДК 594.582.2 : 576.89

О СТРУКТУРНОМ СОПРЯЖЕНИИ ТРОФИЧЕСКИХ И ПАРАЗИТАРНЫХ СВЯЗЕЙ НЕКТОННОГО КАЛЬМАРА *STHENOTEUTHIS PTEROPUS* В ТРОПИЧЕСКОЙ АТЛАНТИКЕ: КОЭВОЛЮЦИОННЫЙ АСПЕКТ

Ч.М. Нигматуллин* и О.А. Шухгалтер

Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО), ул. Дм. Донского, 5, 236000, Калининград, Россия; e-mail: squid@atlant.baltnet.ru

РЕЗЮМЕ

В статье описывается сопряжение трофических и паразитарных связей нектонного крылорукого кальмара *Sthenoteuthis pteropus* (КК) – фонового вида открытых вод Тропической Атлантики. Представлены данные о составе пищи, врагов и гельминтов КК и их онтогенетической, половой и популяционной изменчивости. Описаны отличия места и роли различных стадий жизненного цикла КК в трофо-паразитарной структуре океанических сообществ, обусловленных жесткими размерными отношениями хищник-жертва. Обычные размеры жертв КК – 8–20% абсолютной длины кальмара. Благодаря этому происходит смена в онтогенезе основных групп пищевых объектов и, соответственно, изменяются состав гельминтов и уровни зараженности, а также место и роль кальмара в их жизненных циклах. Гельминты, паразитирующие у КК, реализуют свои жизненные циклы по трофическим сетям. Показаны существенные отличия представителей разных полов и внутривидовых группировок КК в трофо-паразитарной структуре океанических сообществ. Сформулирована рабочая гипотеза о механизмах коэволюции нектонных кальмаров и их гельминтов на основе «использования» гельминтами устойчивой трофической сети океанической пелагиали.

Ключевые слова: коэволюция, крылорукий кальмар, трофические и паразитарные связи, Тропическая Атлантика

ON STRUCTURAL INTERFACING OF TROPHIC AND PARASITE RELATIONS OF NEKTONIC SQUID *STHENOTEUTHIS PTEROPUS* IN THE TROPICAL ATLANTIC: COEVOLUTIONARY ASPECT

Ch.M. Nigmatullin* and O.A. Shukhalter

Atlantic Scientific Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (AtlantNIRO), Dm. Donskoy Str. 5, 236000, Kaliningrad, Russia; e-mail: squid@atlant.baltnet.ru

ABSTRACT

The paper describes the trophic and parasitic relations interfacing of mass abundant orangeback squid *Sthenoteuthis pteropus* (OS) in the open waters of the Tropical Atlantic. There are described the data on squid's food, predator and helminth species compositions and theirs ontogenetic, sex and infraspecific variability, and on the place and role of distinct stages of OS life cycle in the trophic and parasite structures of oceanic communities. The predator-prey size relations are 8–20% absolute squid length. Due to this fact the shifts of the main food groups are taken place in squid ontogenesis and, accordingly, there are changes in helminthes species composition and infection rates. The place and role of squids of different ontogenetic stages in the helminths life cycles is also different. These helminthes

*Автор-корреспондент / Corresponding author.

are transmitted by oceanic trophic webs. Thereupon there are demonstrated the existence of important differences between various life cycle stages, sexes and infraspecific groups of OS in oceanic tropho-parasitic structure. The working hypothesis on mechanism of coevolution of nektonic squids and their helminthes is formulated on the base of «using» by helminthes a quasi-stable trophic web of the vast oceanic pelagic zone.

Key words: coevolution, orangeback squid, trophic and parasitic relations, Tropical Atlantic

ВВЕДЕНИЕ

Фоновые эунектонные кальмары семейства Ommastrephidae играют заметную роль в биотических отношениях океанических животных, «поделив» открытые воды Мирового океана на «сферы влияния». В океанской пелагиали Тропической Атлантики они представлены крылоруким кальмаром *Sthenoteuthis pteropus* (КК) (Рис. 1) с мгновенной биомассой около 4.2–6.5 млн. тонн годовой продукцией около 34–52 млн. тонн и годовым потреблением пищи около 77–120 млн. тонн (Нигматуллин 2007).

При моноциклии и одногодичном жизненном цикле для КК характерен половой диморфизм по размерам тела и широкий диапазон длины мантии (ДМ) взрослых самцов (12–28 см) и самок (15–65 см). Наряду с индивидуальной изменчивостью скоростей роста и созревания, это обусловлено наличием трех внутривидовых форм – мелкой экваториальной (МФ) с ДМ взрослых самцов 12–20 см и самок 15–32 см, и двух крупных – северной и южной (КФ). ДМ взрослых самцов (18–28 см) и самок (30–65 см) этих двух географических группировок КФ сходна. В Восточной Атлантике кальмары МФ обитают в приэкваториальной полосе между 10–15° с. и ю. ш. Кальмары КФ населяют соответственно северную и южную части видового ареала от экватора до высокоширотных границ ареала вида. Самки МФ и все самцы оседлые, а самки северной и южной группировок КФ летом-осенью совершают в противофазе сезонные нагульные миграции протяженностью до 600–1200 миль в субтропические воды соответственно северного и южного полушарий (Зуев и др. 1985; Zuyev et al. 2002). Пищевые (Нигматуллин и Топорова 1982; Зуев и др. 1985; Чесалин 1994; Zuyev et al. 2002) и паразитарные (Гаевская и Нигматуллин 1981; Зуев и др. 1985; Hochberg 1990; Шухгалтер 1998) связи КК в общем виде изучены, но недостаточно полно. Цель данного сообщения – описание сопряженности трофических и паразитарных связей КК, онтогенетических, половых и внутривидовых аспектов этих связей и коэволюции КК и его гельминтов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили пробы КК, собранные в 1973–90 гг. в открытых водах восточной части Тропической Атлантики (Рис. 1). Были исследованы содержимое желудков с пищей 542 экз. и гельминтофауна 412 экз. КК ДМ 0.1–60 см. Данные по врагам КК были получены при просмотре содержимого 720 желудков различных хищников, в основном, тунцов, меч-рыбы, алепизавров, змеиной макрели, корифен и акул, которые были собраны в том же районе, что и КК. Кроме того, были использованы литературные данные о врагах КК (обзоры: Зуев и др. 1985; Zuyev et al. 2002).

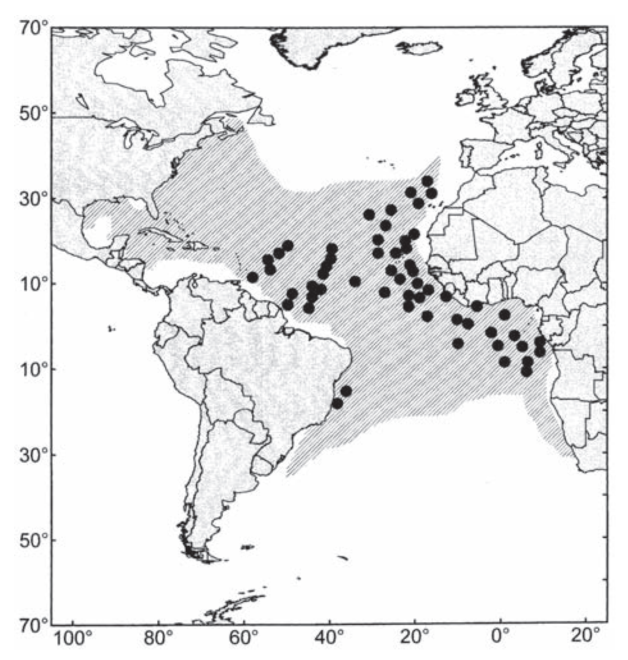


Рис. 1. Ареал крылорукого кальмара и места сбора исследованных проб.

Fig. 1. Range of *Sthenoteuthis pteropus* and location of sampling stations.

Обработка содержимого желудков кальмаров и гельминтологический анализ выполняли в соответствии с методиками, разработанными для нектонных кальмаров (Зуев и др. 1985). Определение таксономической принадлежности ракообразных в пище КК проводили по характерным признакам глаз, мандибул, максиллипед, других конечностей и хитиновым покровам; головоногих – по клювам, роговым кольцам присосок и крючьям; гетеропод – по радулярным крючкам; рыб – по отолитам, чешуе и различным костным элементам. Роль различных пищевых компонентов оценивалась по двум показателям – частоте встречаемости (% от количества всех желудков содержащих пищу) и доле в объеме пищевого комка (% общего объема содержимого полных желудков) (Зуев и др. 1985). Для характеристики размерных отношений хищника-жертвы в качестве размера тела КК была использована абсолютная длина (АД – от кончика наиболее длинной руки до конца мантии), которая дает объективное целостное представление о размерах кальмаров (Nigmatullin et al. 2009). Гельминты были собраны у свежевыловленных и дефростированных кальмаров. Трематоды и цестоды были зафиксированы в 70% спирте и, после окраски кармином, заключены в канадский бальзам. Нематод фиксировали в растворе формалина и просветляли в смеси глицерина и молочной кислоты. Степень зараженности кальмаров оценивали по показателям экстенсивности (% зараженных кальмаров) и средней интенсивности (среднее количество особей гельминтов на одного зараженного хозяина). При периодизации онтогенеза КК использовали морфо-экологические критерии (Нигматуллин 1987) и, главным образом, данные об особенностях трофо-паразитарных связей.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Трофические связи. КК – активный хищник преследующего типа. В составе пищевого спектра КК представлены почти все основные группы животных океанской пелагиали, включая более 120 видов беспозвоночных и костистых рыб (Табл. 1). Наиболее важную роль на разных этапах онтогенеза среди них имеют копеподы, эвфаузииды, креветки, хетогнаты, киленогие моллюски (*Carinaria* spp.), кальмары (включая сородичей, *Onychoteuthis banksi* и несколько видов Enoploteuthidae) и массовые микронектонные рыбы – миктофиды (около 24 видов, основная пища – представители ро-

Таблица 1. Список основных пищевых групп крылорукого кальмара.
Table 1. List of main food groups of orangeback squid.

- **Coelenterata**
- **Ctenophora**
- **Chaetognata**
- **Nemertini**
- **Polychaeta**
- **Crustacea**
  - Copepoda
    - Calinidae
    - Eucalanidae
    - Euchaetidae
    - Scolecithridae
    - Tharybidae
    - Temoridae
    - Metridiidae
    - Candaciidae
    - Oncaeidae
    - Miracidae
    - Corycaeidae
- Stomatopoda larvae
    - Isopoda
    - Amphipoda
    - Phromimidae
    - Anchylomeridae
    - Hyperiidae
      - Oxycephalinae
    - Vibilidae
- Euphausicea
  - Decapoda
    - Decapoda larvae
    - Penaeidae
    - Sergestidae
    - Pasiphaeidae
    - Oplophoridae
- **Mollusca**
  - **Gastropoda**
  - Pteropoda
  - Thecosomata
  - Heteropoda
- **Bivalvia** larvae
- **Cephalopoda**
  - Teuthida
    - Ommastrephidae
    - Thysanoteuthidae
    - Onychoteuthidae
    - Enopoteuthidae
    - Octopoteuthidae
    - Lepidoteuthidae
    - Histioteuthidae
    - Cranchiidae
  - Octopoda
    - Bolitaenidae
    - Ocythoidae
    - Tremoctopodidae
    - Argonautidae
- **Chordata**
  - Salpae
  - Appendiculariae
- **Pisces**
  - Aulopiformes
    - Paralipididae
    - Omosudidae
    - Alepisauridae
  - Myctophiformes
    - Myctophidae
  - Stomiiformes
    - Photichthyidae
    - Stomiidae
    - Astronesthidae
    - Gonostomatidae
    - Melanostomiatidae

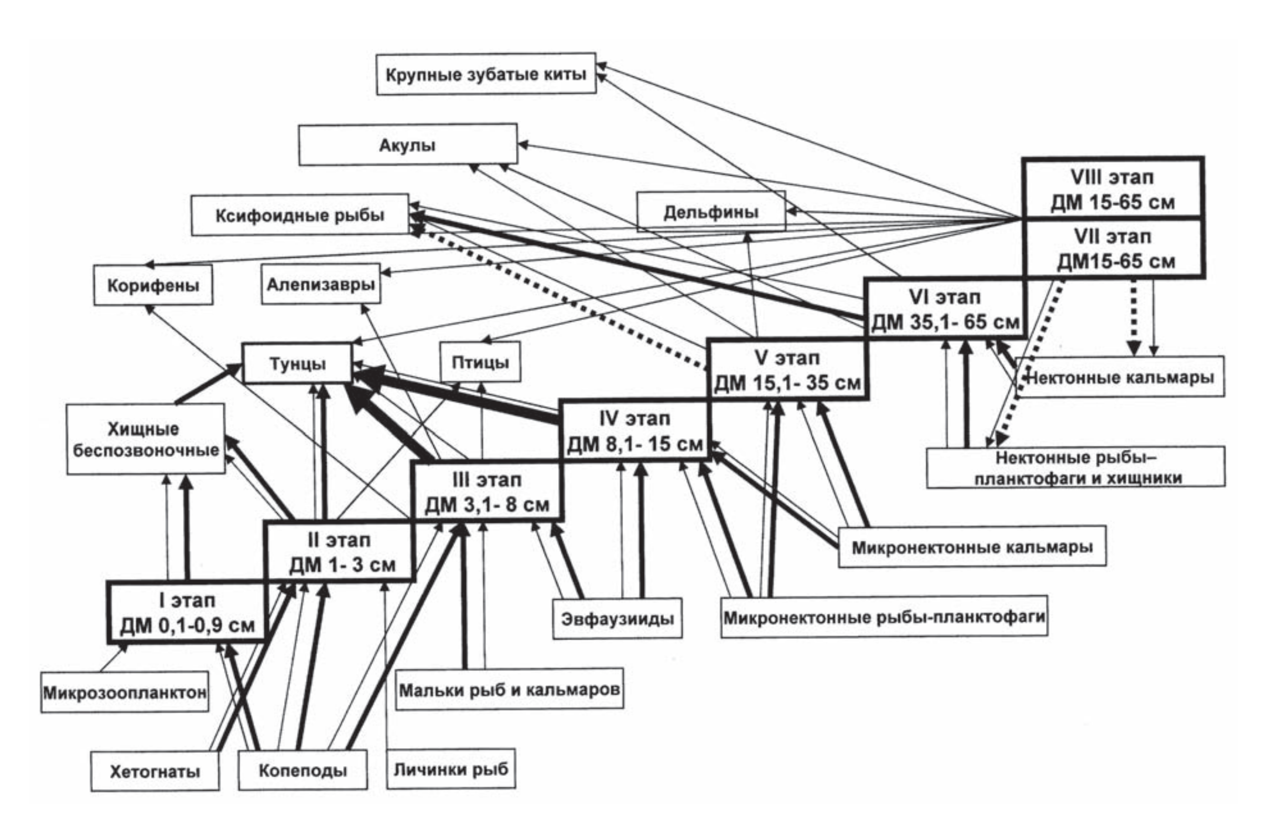


Рис. 2. Трофические связи и пути реализации жизненных циклов дидимозоидных трематод на разных этапах онтогенеза крылорукого кальмара. Условные обозначения: пищевые связи ⟶ установленные паразитарные связи ➡ основные паразитарные связи ➡ предполагаемые паразитарные связи ⋯▶

Fig. 2. Trophic relations and realization of life cycles of the trematodes Didymozoidae at the different ontogenetic stages of *Sthenoteuthis pteropus*. Legend: trophic relations ⟶ determinate parasitic relations ➡ main parasitic relations ➡ supposed parasitic relations ⋯▶

дов *Myctophum*, *Hygophum* и *Diaphus*), фотихтовая рыба *Vinciguerria nimbaria*, летучие рыбы и молодь глубоководных хищных рыб (Нигматуллин и Топорова 1982; Зуев и др. 1985; Чесалин 1994). Для КК характерны относительно жесткие размерные отношения хищник-жертва. Обычные размеры жертв – 8–20% АД (Zuyev et al. 2002). В онтогенезе КК при уменьшении размеров основной группы жертв менее 5–7% АД происходит «разрыв» трофических связей с ними и переход на питание более крупными группами животных (Табл. 2). Состав пищи одноразмерных самцов и самок МФ, а также одноразмерных самок МФ и КФ, в общем, сходен (Табл. 2). Враги КК разнообразны и включают различных хищных беспозвоночных, акул, костистых рыб, зубатых млекопитающих и морских птиц. Их состав заметно меняется с ростом КК (Рис. 2–4).

Гельминтофауна. У КК выявлено 17 видов и личиночных форм гельминтов (Гаевская и Нигматуллин 1981; Зуев и др. 1985; Zuyev et al. 2002). Это цестоды *Phyllobothrium* sp. l. (I), *Phyllobothrium* sp. l. (II), *Phyllobothrium* sp. l. (III), *Scolex pleuronectis bilocularis*, *Scolex pleuronectis unilocularis*, *Tentacularia coryphaenae* l., *Nybelinia yamaguti* l, *Nybelinia lingualis* l., *Hepatoxylon trichiuri*; трематоды *Hirudinella ventricosa* juv., Didymozoidae gen. sp. ad., Didymozoidae gen. sp. mtc.; скребни *Neorhadinorhynchus atlanticus* ad., Acanthocephala gen. sp. и нематоды *Anisakis physeteris* l., *Porrocaecum* sp. l., *Spinitectus* sp. l. Все эти гельминты встречаются у представителей трех внутривидовых форм КК в пределах ареала вида (Гаевская и Нигматуллин 1981; Шухгалтер 1998). По показателям инвазии выделяются основные гельминты (перечень см.: Табл. 3), которые встре-

Таблица 2. Состав пищи крылорукого кальмара Тропической Атлантики: онтогенетическая динамика (I–VI), половые (V^1) и внутривидовые (V^2) особенности у одноразмерных особей.

Table 2. The food composition of squid *Sthenoteuthis pteropus* in the Tropical Atlantic: ontogenetic dynamics (I–VI), sex (V^1) and infraspecific (V^2) peculiarities in same-sized squids.

Этапы (Stages)	I		II		III		IV		V		VI		V^1		V^1		V^2		V^2	
Длина мантии, см (Mantle length, cm)	0.1–0.9		1.0–3.0		3.1–8.0		8.1–15.0		15.1–35.0		35.1–60.0		15.0–20.9		15.0–20.9		18.0–30.0		20.0–30.0	
Пол / Sex	juv.		juv. ♂ ♀		♂ ♀		♂ ♀		♂ ♀		♀		♀		♂		♀ зр (im)		♀ нз (mat)	
Внутривидовая форма (Infraspecific form)	МФ, КФ (SF, LF)		МФ, КФ (SF, LF)		МФ, КФ (SF, LF)		МФ, КФ (SF, LF)		МФ, КФ (SF, LF)		КФ (LF)		МФ (SF)		МФ (SF)		МФ (SF)		КФ (LF)	
Кол-во экз. (Number, spec.)	12	–	28	8	19	12	50	37	407	334	26	12	117	95	40	30	84	63	129	118
Показатели, % (Characteristics, %)	N	V	N	V	N	V	N	V	N	V	N	V	N	V	N	V	N	V	N	V
Crustacea, в т.ч. (incl.)	66.6	–	78.5	70.0	89.5	52.0	68.0	28.0	36.1	4.7	3.8	+	36.7	8.4	46.1	2.1	71.5	22.0	38.0	5.4
Copepoda	66.6	–	42.8	20.0	26.4	+	38.0	0.5	12.0	+			10.2	+	23.0	+	34.5	+	17.0	+
Isopoda			3.6	+	10.6	+	2.0	+	0.2	+			0.8	+	–	–	2.4	+	–	–
Amphipoda			35.7	10.0	31.5	15.0	10.0	4.0	3.4	+			0.8	+	5.1	+	11.9	1.0	6.2	+
Euphausiacea			50.0	40.0	31.5	20.0	42.0	23.0	16.7	2.2			21.3	5.3	20.5	2.1	41.5	13.8	15.5	1.7
Decapoda Natantia					5.3	2.5	2.0	0.5	9.6	2.5	3.8	+	7.7	1.7	–	–	4.8	0.9	9.3	3.3
Decapoda larvae					5.3	+	6.0	+	1.7	0.5			3.4	1.1	5.1	+	1.2	1.6	1.6	+
Cephalopoda, в т.ч. (incl.)	25.0		21.4	10.0	10.5	6.0	32.0	10.0	45.0	25.6	73.0	55.0	43.5	23.2	48.7	24.1	46.5	15.6	46.0	32.8
Teuthida	25.0	–	21.4	10.0	10.5	6.0	32.0	10.0	43.5	24.8	69.2	52.5	42.7	23.2	48.7	24.1	46.5	15.6	42.2	30.8
Octopoda									1.5	0.8	3.8	2.5	0.8	+	–	–	–	–	3.8	2.2
Gastropoda			3.6	+	21.0	+	6.0	+	2.2	+			0.8	+	–	–	9.5	+	1.6	0.2

Chaetognatha			17.8	+	31.5	2.0	12.0	+	1.0	+			1.7	+	–	–	11.9	0.3	0.8	+
Nemertini					5.3	+							–	–	–	–	1.2	+	–	–
Polychaeta									0.2				–	–	–	–	–	–	–	–
Ctenophora													–	–	–	–	–	–	0.8	+
Tunicata					5.3	2.0			0.7	+			–	–	2.5	+	1.2	0.5	2.3	+
Pisces	25.0	–	42.8	20.0	63.1	38.0	82.0	62.0	87.0	68.5	69.2	45.0	83.7	67.4	97.5	73.8	88.0	60.1	84.5	58.2
Неопределенные остатки (Not identified remains)							2.0	+	2.2	1.2			0.8	1.0	–	–	3.6	1.5	5.4	3.4

N – частота встречаемости; V – доля в общем объеме пищи в полных желудках; МФ – мелкая форма; КФ – крупная форма; зр – зрелые; нз – незрелые.
N – frequency of occurrence; V – share in volume of full stomachs; SF – small form; LF – large form; im – immature; mat – mature.
[1] – кальмары были выловлены в приэкваториальном районе Гвинейского залива.
[1] – squids were caught in subequatorial region of the Gulf of Guinea.
[2] – кальмары были выловлены в приэкваториальном районе Гвинейского залива (МФ) и в открытых водах у побережья северо-западной Африки (КФ).
[2] – squids were caught in subequatorial region of the Gulf of Guinea (SF) and in open waters by the north-western coast of Africa (LF).

чаются у более 30% взрослых кальмаров, при средней интенсивности инвазии от единиц до десятков тысяч. Остальные гельминты встречаются редко и не показательны для анализа онтогенетической динамики зараженности. Состав гельминтофауны и количественные показатели зараженности у одноразмерных самцов и самок МФ, а также одноразмерных самок МФ и КФ существенно не различались (Табл. 3).

Периодизация жизненного цикла по трофопаразитарным данным (Рис. 2–4; Табл. 2, 3). Пищевые спектры, состав гельминтов и показатели зараженности у одноразмерных самцов и самок, а также одноразмерных незрелых и зрелых самок КК, обитающих в разных частях исследованной акватории ареала, принципиально не отличаются (Табл. 2, 3). Не выявлено заметных отличий этих характеристик и у одноразмерных представителей разных внутривидовых форм (Табл. 2 и 3, а также см.: Зуев и др. 1985; Чесалин 1994; Шухгалтер 1998). Размеры КК – основной фактор, обуславливающий состав пищи и гельминтофауны, а также их количественные показатели. Поэтому периодизация онтогенеза КК выполнена на обобщенных материалах, включающих данные о представителях разных полов и внутривидовых группировок (Табл. 2–3; Рис. 2–4).

0 этап. Эмбриональный период, экологически не активен. Протекает в объемистой студенистой яйцевой кладке.

I этап (ДМ 0.1–0.9 см). Мезо- и макропланктонные личинки. Главная пища – микро- (науплии копепод и т. п.) и мезопланктонные ракообразные и ранние личинки рыб и кальмаров. Консументы II–III порядков. Враги весьма разнообразны от хищных беспозвоночных до планктоноядных и мелких хищных рыб. Во второй половине этапа появляются первые гельминты – метацеркарии дидимозоид.

II этап (ДМ 1–2.9 см). Макропланктонные мальки. Главная пища – мезопланктонные ракообразные (копеподы, молодь эвфаузиид и амфипод), хетогнаты и личинки рыб и кальмаров. Активно пасущиеся хищники. Консументы II–III порядков. Враги разнообразны и многочисленны – хищные беспозвоночные, мелкие и среднеразмерные хищные рыбы и тунцы. Начинается массовое заражение метацеркариями дидимозоид.

III этап (ДМ 3-8 см). Микронектонная ранняя молодь. Главная пища – макропланктонные ракоо-

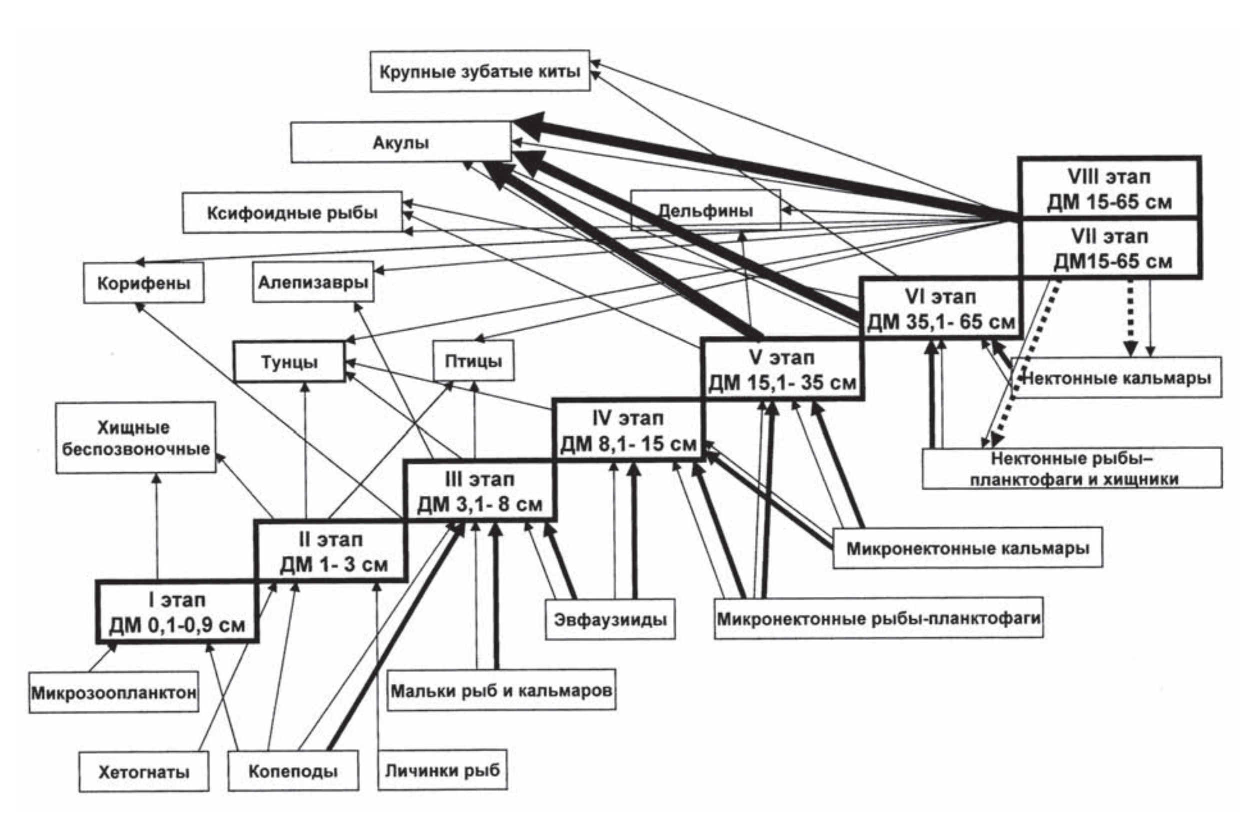


Рис. 3. Трофические связи и пути реализации жизненных циклов цестод на разных этапах онтогенеза крылорукого кальмара. Условные обозначения те же, что на Рис. 2.

Fig. 3. Trophic relations and transmission ways of life cycles of cestodes at the different ontogenetic stages of *Sthenoteuthis pteropus*. See Fig. 2 for legends.

бразные (в основном, эвфаузииды), мальки рыб и кальмаров. Активно пасущиеся хищники. Консументы II–IV порядков. Основные враги – тунцы, алепизавры, корифены, змеиная макрель и птицы. Показатели зараженности метацеркариями резко увеличиваются и приближаются к максимальным. Появляются цестоды *Scolex pleuronectis*.

IV этап (ДМ 8.1–15 см). Микронектонная поздняя молодь. Главная пища также макропланктонные ракообразные, но с ростом КК постепенно увеличивается доля микронектонных кальмаров и особенно рыб. Активно преследующие хищники. Консументы III–V порядков. Основные враги – тунцы и взрослые особи КК. Наряду с высоким уровнем зараженности метацеркариями дидимозоид, в массе появляются *Scolex pleuronectis* и единичные особи цестод родов *Phyllobothrium*, *Tentacularia*, *Nybelinia* и нематод родов *Anisakis* и *Porrocaecum*.

V этап (ДМ 15.1–35 см). Эунектонные среднеразмерные КК. Главная пища – микронектонные рыбы – планктофаги (в основном, миктофиды и винцигуэррия) и, в меньшей степени, кальмары. Активно преследующие хищники. Консументы IV–V порядков. Основные враги – акулы, ксифоидные рыбы и дельфины. Качественный состав основных гельминтов сформирован и, в основном, происходит увеличение показателей зараженности.

VI этап (ДМ 35.1–65 см). Эунектонные крупные КК. Главная пища – нектонные кальмары и рыбы – планктофаги и хищники, в меньшей степени – крупные креветки. Скрадывающиеся нападающие хищники. Консументы IV–VI порядков. Враги немногочисленны – активные акулы, ксифоидные рыбы и зубатые китообразные. Показатели зараженности метацеркариями дидимозоид снижаются. Остальные гельминты на этом этапе имеют максимальные показатели зараженности.

VII этап (ДМ 15–65 см). Премортальные посленерестовые КК. Широкий диапазон размеров КК этого и следующего этапа соответствует

Таблица 3. Состав гельминтофауны и количественные показатели зараженности крылорукого кальмара Тропической Атлантике: онтогенетическая динамика (I–VI) и половые (V^1) и внутривидовые (V^2) особенности у одноразмерных особей.

Table 3. The helminth fauna composition and levels of infestation in squid *Sthenoteuthis pteropus* in the Eastern Tropical Atlantic: ontogenetic dynamics and sex (V^2) peculiarities in same-sized squids.

Этапы (Stages)	I	II	III	IV	V	VI	V^1	V^1	V^2	V^2
Длина мантии, см (Mantle length, cm)	0.1–0.9	1.0–3.0	3.1–8.0	8.1–15.0	15.1–35.0	35.1–60.0	15.0–20.9	15.0–20.9	20.0–30.0	20.0–30.0
Пол (Sex)	juv.	juv. ♀ ♂	♀ ♂	♀ ♂	♀ ♂	♀	♀	♂	♀ зр (im)	♀ нз (mat)
Внутривидовая форма (Infraspecific form)	МФ, КФ (SF, LF)	МФ, КФ (SF, LF)	МФ, КФ (SF, LF)	МФ, КФ (SF, LF)	МФ, КФ (SF, LF)	КФ (LF)	МФ (SF)	МФ (LF)	МФ (LF)	КФ (LF)
Количество, экз. (Number, spec.)	84	60	20	50	171	27	51	48	19	56
Гельминты (Helminths)										
ЭИ, % (P, %)										
Phyllobothrium sp. *l.*				2.0	35.1	56.4	17.6	25.2	52.6	37.5
Scolex pleuronectis			10.0	20.0	66.7	75.0	76.1	75.4	73.7	80.4
Nybelinia lingualis l.				4.0	19.4	34.0	7.8	27.4	36.8	25.0
Tentacularia coryphaenae l.				2.0	32.5	91.7	15.6	31.5	31.6	48.2
Didymozoidae gen sp. mc.	3.5	36.6	85.0	100.0	96.0	84.0	100.0	97.8	84.2	92.9
Anisakis physeteris l.				2.0	25.2	72.0	11.7	10.5	21.1	39.3
Porrocaecum sp. *l.*				4.0	65.9	62.5	46.8	73.3	68.4	78.6
Средняя ИИ, экз. (Mean I, spec.)										
Phyllobothrium sp. *l.*				1.0	3.8	5.8	1.2	1.6	4.1	1.9
Scolex pleuronectis			3.0	300.0	1590.5	>3000	1749.0	1808.0	1040.0	922.6
Nybelinia lingualis l.				1.0	4.0	9.2	2.1	2.1	7.7	3.1
Tentacularia coryphaenae l.				1.0	8.2	9.8	3.0	2.4	2.8	3.8
Didymozoidae gen sp. mtc.	1.3	16.0	20.0	90.6	1042.8	48.0	2776.0	3272.0	870.0	1169.6
Anisakis physeteris l.				1.0	2.4	3.7	2.4	2.3	4.5	3.3
Porrocaecum sp. *l.*				1.5	23.5	32.5	24.4	28.2	39.3	15.0

ЭИ – экстенсивность инвазии; ИИ – интенсивность; МФ – мелкая форма; КФ – крупная форма; зр – зрелые; нз – незрелые.
P – prevalence of infection; I – intensity of infection; SF – small form; LF – large form; im – immature; mat – mature.

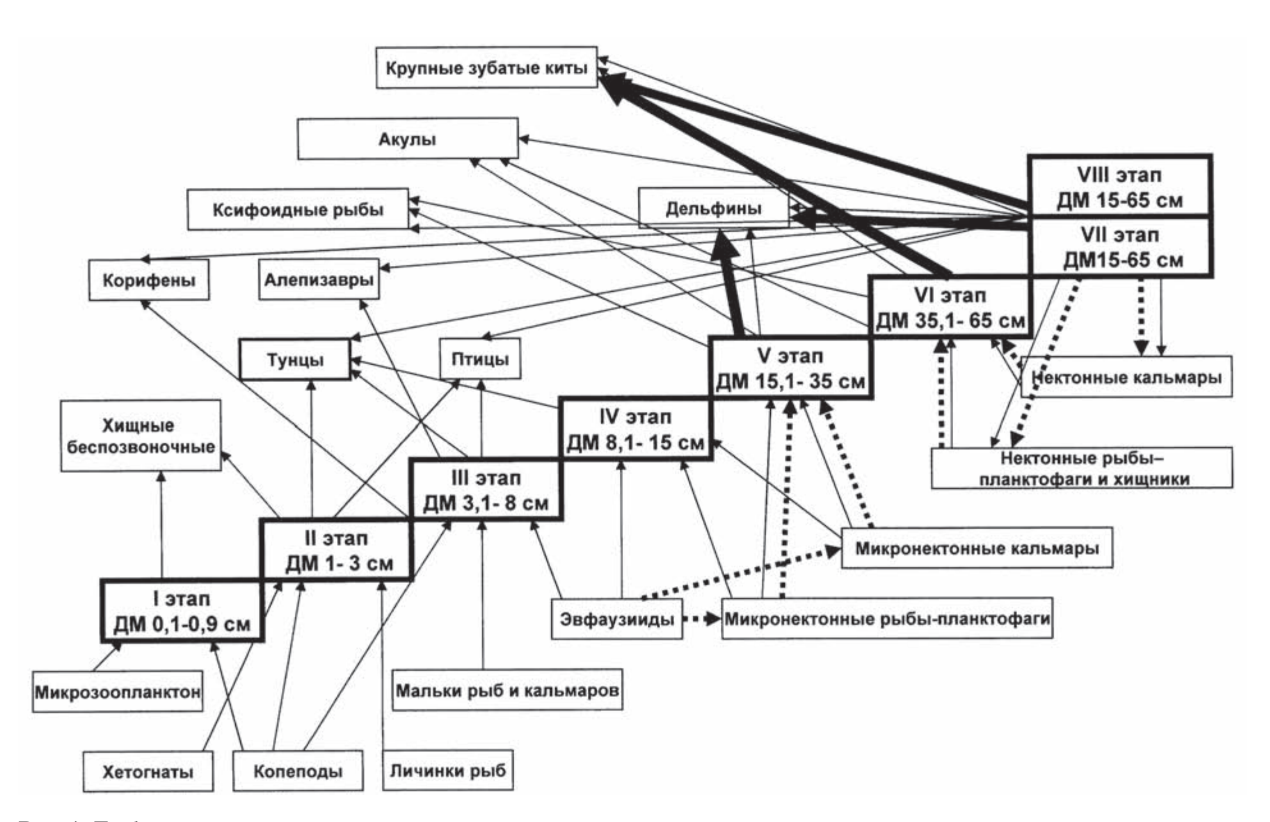


Рис. 4. Трофические связи крылорукого кальмара и пути реализации жизненных циклов нематод на разных этапах онтогенеза крылорукого кальмара. Условные обозначения те же, что на Рис. 2.

Fig. 4. Trophic relations and transmission ways of life cycles of nematodes at the different ontogenetic stages of *Sthenoteuthis pteropus*. See Fig. 2 for legends.

диапазону размеров взрослых особей этого вида. Фауна гельминтов и количественные показатели инвазии КК премортального и постмортального этапов соответствуют таковым кальмаров в конце V и VI этапов, то есть зрелых самцов и самок МФ и КФ. Эти кальмары пассивно дрейфуют в поверхностных слоях воды, не питаются и постепенно погибают. Они доступны большому количеству крупных, среднеразмерных и даже мелких хищников.

VIII этап (ДМ 15–65 см). Мертвые (постмортальные) КК. Вовлекаются в биотический круговорот на последовательных стадиях разложения самыми различными консументами и деструкторами, подавляющему большинству которых при жизни не доступны.

ОБСУЖДЕНИЕ

Почти все гельминты паразитируют у КК на личиночных стадиях развития, имеют широкую специфичность и встречаются на тех же стадиях у различных ракообразных, хетогнат, кальмаров и рыб. Основные гельминты КК имеют следующие структуры жизненных циклов. У дидимозоидных трематод она включает пелагических гастропод (I промежуточные хозяева), ракообразных, хетогнат и других беспозвоночных (II промежуточные хозяева), мелких рыб–планктофагов и кальмаров (транспортные хозяева) и скомброидных и ксифоидных рыб (окончательные хозяева) (Рис. 2). У всех цестод I промежуточные хозяева – ракообразные (копеподы, эвфаузииды), II промежуточные хозяева – мелкие костистые рыбы, транспортные хозяева – различные рыбы и кальмары и окончательные хозяева – акулы (Рис. 3). В жизненных циклах нематод I промежуточные хозяева – ракообразные (копеподы, эвфаузииды, мизиды), транспортные хозяева – костистые рыбы и кальмары, и окончательные хозяева – различные зубатые киты (Рис. 4). КК в жизненных циклах этих гельминтов – экологически обязательный транспортный

хозяин (Гаевская и Нигматуллин 1981; Зуев и др. 1985; Hochberg 1990).

Реализация жизненных циклов этих гельминтов происходит по трофическим каналам интеграции пелагических сообществ: питание КК зараженными жертвами способствует его заражению, а поедание КК хищниками – передаче личинок гельминтов окончательным хозяевам. Этим и обусловлена структурная сопряженность трофических и паразитарных связей (Рис. 2–4). Она наглядно проявляется в том, что максимально зараженная метацеркариями дидимозоид молодь служит обычной пищей тунцов – их окончательных хозяев. При ДМ более 15–20 см КК недоступны для тунцов (Рис. 2). И наоборот, наиболее зараженные нематодами и цестодами среднеразмерные и крупные КК при жизни и, по-видимому, после смерти являются обычной пищей их окончательных хозяев – акул и млекопитающих (Рис. 3, 4). Здесь важно отметить, что КК VII–VIII онтогенетических этапов не являются тупиком в жизненных циклах гельминтов за счет пре- и постмортальных трофических связей.

В онтогенезе КК происходят выраженные стадийные изменения охотничьего поведения, состава пищевых организмов, врагов, гельминтов и показателей зараженности. Каждая экологически активная стадия (I–VI) имеет специфическую систему адаптаций, достаточно продолжительна и трофически связана с представителями различных таксономических групп и жизненных форм массовых пелагических животных. Эта стадийность во многом обусловлена тем, что для КК, как и других нектонных кальмаров (Зуев и др. 1985; Nigmatullin et al. 2009), характерны относительно жесткие размерные отношения хищник–жертва. Оптимальные размерные отношения КК и их жертв – 8–20% АД (Zuyev et al. 2002). При достижении нижнего критического порога размеров главных пищевых групп по мере роста кальмаров в онтогенезе происходит их смена – переход на питание группами массовых животных более крупных размеров. Параллельно происходит и изменение состава основных врагов. Соответственно, в онтогенезе, по мере увеличения размеров тела, пространство видовой экологической ниши КК «пронизывает» значительную часть океанической трофической пирамиды, последовательно занимая субниши от консументов II–III до консументов IV и V–VI порядков с изменением состава жертв, врагов и паразитов (Рис. 2–4). В целом, трофические связи КК охватывают большую часть массовых животных океанических сообществ – от микро- и мезопланктона до эунектона.

Данная периодизация биотических связей КК в полном виде характеризует лишь крупных самок КФ. Самцы всех внутривидовых форм и самки МФ имеют меньшие размеры. Самцы МФ в своем жизненном цикле не выходят за пределы IV и частично V этапа, самки МФ и самцы КФ – V этапа. Лишь основная масса самок КФ «проходит» все шесть активных этапов и наиболее полно включена в трофо-паразитарную структуру океанических сообществ. В процессе жизненного цикла они утилизируют пищевые ресурсы консументов почти всех трофических уровней и аккумулируют и передают окончательным хозяевам наибольшее количество личинок гельминтов, что наиболее ярко выражено для цестод и нематод (Рис. 2–4; Табл. 3).

Таким образом, несмотря на сходство трофических и паразитарных характеристик одноразмерных представителей разных полов и внутривидовых форм, в целом можно говорить о явно выраженных половых и межпопуляционных отличиях в их месте и роли в трофо-паразитарной структуре океанических сообществ. Эти различия определяются спецификой размерной структуры представителей разных полов и внутривидовых группировок и, в конечном счете, связаны с феноменом размерной обусловленности состава пищи и зараженности гельминтами.

Кроме того, в отличие от квази-оседлых самок МФ и самцов обеих форм, самки КФ, совершая сезонные нагульные миграции, далеко выходят в воды субтропических зон северного и южного полушарий. Тем самым они осуществляют активный межэкосистемный перенос вещества, энергии и паразитов между тропическими и субтропическими сообществами открытых вод Атлантики.

Особенности состава гельминтофауны и основные закономерности онтогенетической динамики инвазии КК в первую очередь обусловлены сопряженностью его трофических и паразитарных связей. Реализация жизненных циклов этих гельминтов по трофическим сетям интеграции пелагических сообществ способствует опосредованию их прямых контактов с внешней средой (средой II порядка для паразитов) и, следовательно, оптимизации их воспроизводства в условиях огромных пространств и высокой степени не-

предсказуемости основных параметров экосистем океанской пелагиали (Михайловский 1992). В этих условиях трофические контакты – наиболее важные и квазиустойчивые каналы интеграции населения океанской пелагиали. Свидетельство высокой эффективности этой тактики жизненных циклов гельминтов КК – их высокая численность и широкое географическое распространение.

Основные этапы коэволюционного становления трофо-паразитарных связей океанических кальмаров семейства Ommastrephidae при их освоении открытых вод океана из исходных прибрежных биотопов, представляются следующим образом. В олигоцене-миоцене происходил массовый выход различных групп планктона и нектона в воды открытых вод океана из прибрежных склоново-шельфовых биотопов (Несис 1985; Парин 1988; Михайловский 1992; Нигматуллин 2007). Можно предположить, что вместе с окончательными хозяевами «вышли» в новый океанический биотоп и их гельминты. В процессе эволюции трофической структуры сообществ океанской пелагиали – ее усложнения и «удлинения», происходило «вынужденное» освоение гельминтами новых хозяев, встраивающихся в существующую структуру. Одним из таких новых элементов этой структуры были нектонные кальмары Ommastrephidae (КК – их типичный представитель). Их исходная форма проникла в океанскую пелагиаль в раннем олигоцене-миоцене. Она имела мелкие размеры (ДМ взрослых особей около 10–12 см) и питалась, в основном, рачковым макропланктоном. Ее дальнейшая прогрессивная эволюция на пути нектонизации с увеличением ДМ до 20–40 см и более, а также ростом численности популяций, была обусловлена освоением ресурсов миктофид и их последующей коэволюцией (Nigmatullin and Chesalin 2008). Благодаря этому кальмары заняли ключевые позиции в трофической структуре сообществ открытого океана, вклинившись в сложившиеся трофические, и соответственно, паразитарные системы, усложнив их. Они «получили» личинок гельминтов от своих жертв «передавая» их далее врагам – окончательным хозяевам. Тем самым, нектонные кальмары стали удобными и даже экологически обязательными хозяевами для прохождения жизненных циклов гельминтов. В историческом аспекте отношения океанических нектонных кальмаров и их гельминтов – конвергентные (в понимании Рыжикова 1973, с. 122: в противоположность филогенетическим отношениям конвергентные имеют лишь экологическую основу). Они сформировались в процессе становления трофических связей и благодаря им.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С точки зрения синэкологического аспекта концепции коэволюции (Roughgarden 1983; Futuyma 1986; Родин 1991) описанные выше коадаптивные комплексы являются трофо-паразитарными системами. В основе каждой из них находится паразитарная система (популяция данного вида гельминта и совокупность популяций хозяев), функционирование которой «обеспечивается» квази-стабильными трофическими отношениями хозяев. Трофический фактор в подобных паразитарных системах служит системообразующим механизмом, но обычно он принимается как данность и находится на периферии внимания паразитологов. При исследовании жизненных циклов паразитов использующих трофические каналы в их реализации – трофо-паразитарная система в целом должна служить в качестве реального объекта изучения. Представляется перспективным использование понятия трофо-паразитарная система в качестве целостной синэкологической функциональной единицы, а также как единицы отбора более высокого иерархического уровня, нежели классический популяционный уровень и в дополнение к нему.

БЛАГОДАРНОСТИ

Приносим сердечную благодарность А.В. Гаевской, С.С. Шульману, К.Н. Несису, Г.В. Зуеву, М.В. Чесалину, Н.М. Топоровой и Т.А. Симоновой за многостороннюю помощь в работе над сообщением, а также К.В. Галактионову и двум анонимным рецензентам за важные критические замечания и предложения по улучшению рукописи. Исследование поддержано грантом РФФИ № 06-04-49806.

ЛИТЕРАТУРА

Гаевская А.В. и Нигматуллин Ч.М. 1981. Некоторые экологические аспекты паразитарных связей крылорукого кальмара *Sthenoteuthis pteropus* (Steenstrup, 1855) в Тропической Атлантике. *Биологические науки*, **1**: 52–57.

Зуев Г.В., Нигматуллин Ч.М. и Никольский В.Н. 1985. Нектонные океанические кальмары. Издательство «Агропромиздат», Москва, 224 с.

Михайловский Г.Е. 1992. Жизнь и ее организация в пелагиали Мирового океана. Наука, Москва, 270 с.

Несис К.Н. 1985. Океанические головоногие моллюски. Наука, Москва, 286 с.

Нигматуллин Ч.М. 1987. Экологическая ниша океанических кальмаров семейства Ommastrephidae. Онтогенетический и эволюционный аспекты. Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. Авторефераты докладов VIII Всесоюзного совещания по изучению моллюсков (апрель 1987 г., Ленинград). Наука, Ленинград: 452–454.

Нигматуллин Ч.М. 2007. Краткий обзор эволюционных и экологических аспектов биологии кальмаров семейства Ommastrephidae (Cephalopoda: Teuthida). *Ученые записки Казанского Государственного Университета. Серия естественные науки*, **149** (3): 182–193.

Парин Н.В. 1988. Рыбы открытого океана. Наука, Москва, 272 с.

Нигматуллин Ч.М. и Топорова Н.М. 1982. Пищевой спектр крылорукого кальмара *Sthenoteuthis pteropus* (Steenstrup, 1855) в эпипелагиали Тропической Атлантики. В кн.: В.И. Малышев (Ред.). Питание и пищевые взаимоотношения рыб и беспозвоночных в Атлантическом океане. АтлантНИРО, Калининград: 3–8.

Родин С.Н. 1991. Идея коэволюции. Наука, Новосибирск, 271 с.

Рыжиков К.М. 1973. К вопросу о терминологии, характеризующей отношения гельминта и хозяина, и путях анализа этих взаимоотношений. В кн.: В.Г. Гагарин (Ред.). Проблемы общей и прикладной гельминтологии. Наука, Москва: 119–123.

Шухгалтер О.А. 1998. Новые сведения о гельминтофауне крылорукого кальмара *Sthenoteuthis pteropus* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Паразитология*, **32**(3): 236–247.

Чесалин М.В. 1994. Питание океанических кальмаров рода *Sthenoteuthis* и их роль в трофической структуре пелагических сообществ. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Институт биологии южных морей НАНУ, Севастополь, 259 с.

Futuyma D.J. 1986. *Evolutionary biology*. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, 600 p.

Hochberg F.G. 1990. Diseases of Mollusca: Cephalopoda. Pp. 47–227 in: O. Kinne (Ed.). *Diseases of marine animals*. Vol. III. Cephalopoda to Urochordata. Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg.

Nigmatullin Ch.M. and Chesalin M.V. 2008. Coevolutionary aspects of biology of oceanic myctophids fishes and nektonic squids. Proceedings of 4th International symposium on Pacific squids and 3rd International workshop on squids (28 November – 2 December, 2009, Coquimbo, Chile). Universidad Catolica del Norte Press, Coquimbo: 76–79.

Nigmatullin Ch.M., Schetinnikov A.S. and Shukhgalter O.A. 2009. On feeding and helminth fauna of neon flying squid *Ommastrephes bartramii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the southeastern Pacific. *Revista de Biologia Marina y Oceanographia*, **44**(1): 227–235.

Roughgarden J. 1983. The theory of coevolution. In: D.J. Futuyma and M. Slatkin (Eds). *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland: 33–64.

Zuyev G., Nigmatullin Ch., Chesalin M. and Nesis K. 2002. Main results of long-term worldwide studies on tropical nektonic oceanic squid genus *Sthenoteuthis*. *Bulletin of Marine Science*, **71**(2): 1019–1060.

Представлена 19 февраля 2009; принята 1 июня 2009.